©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Nachr. ent. Ver. Apollo, Frankfurt, N.F. **10 (2)**: *125–132 – Juli 1989*
ISSN 0723–9912

Rüsseltrillern: eine neue Form taktiler Kommunikation zwischen Bläulingen und Ameisen

von

Konrad FIEDLER

Zusammenfassung: Der südostasiatische Bläuling *Allotinus unicolor* sucht zur Nahrungsaufnahme und Eiablage Trophobiose-Assoziationen der Ameise *Anoplolepis longipes* mit Blattläusen und anderen Homopteren auf. Bevor die Falter zum Saugen in die Blattlauskolonien eindringen, werden sie von den Ameisen betrillert und betastet, ohne von ihnen angegriffen zu werden. Die Schmetterlinge zeigen darauf ein charakteristisches Verhalten: sie strecken den Saugrüssel aus und streichen damit gegen die Antennen der Ameisen ("Rüsseltrillern"). Dieses taktile Kommunikationsverhalten (Kopie der antennalen Kommunikation der Ameisen untereinander?) wird als Teil des aggressionsmindernden Befriedungsverhaltens zwischen Ameisen und Bläulingen interpretiert. Erst nach dem Rüsseltrillern dringen die Falter in die Blattlauskolonien vor, um dort zu saugen. Die Honigtauabgabe der Blattläuse wird ebenfalls durch taktile Stimulation mit dem Saugrüssel ausgelöst.

Proboscis palpation: a new way of tactile communication between lycaenid butterflies and ants

Abstract: Butterflies of the SE Asian species *Allotinus unicolor* (Lycaenidae: Miletinae) visit homopteran colonies (aphids, psyllids, membracids) attended by the ant *Anoplolepis longipes* for feeding and oviposition. They settle down some centimetres away and walk slowly into the trophobiotic association. When the first ants encounter the butterfly, they palpate it intensively and sometimes even climb up its legs or wings. The butterfly, in return, rolls out its proboscis and strokes gently against the ants' antennae, hereby probably imitating the tactile antennal communication amongst the ants ("proboscis palpation"). This behaviour is interpreted as a part of the appeasement strategy of *Allotinus unicolor* to avoid ant aggressiveness. After the butterfly has entered into the homopteran aggregation it starts feeding on their honeydew; the release of this carbohydrate solution is stimulated by similar proboscis palpation, thus mimicking the antennal stimuli of the ants again.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Einleitung

Innerhalb der Bläulinge zeichnet sich die Unterfamilie der Miletinae durch ihre außergewöhnliche Biologie aus. Besonders die Larven haben seit langem das Interesse vieler Lepidopterologen auf sich gezogen, da sie im Gegensatz zu den meisten anderen Bläulingsraupen nicht phytophag sind. Vielmehr ernähren sie sich in der Hauptsache von Homopteren (Blatt- und Schildläusen, seltener auch kleinen Zikaden; Zusammenfassung bei COTTRELL 1984). Da diese Pflanzensauger zuckerhaltige Ausscheidungen, den "Honigtau", produzieren, werden sie regelmäßig von Ameisen besucht, und viele Arten von Pflanzenläusen und Zikaden leben sogar in obligater Symbiose (Trophobiose) mit Ameisen, besonders in den Tropen und Subtropen (z. B. WOOD 1984). Infolgedessen kommen die Larven der Miletinae permanent mit Ameisen in Kontakt und leben mit dem Risiko, von Ameisen angegriffen zu werden. Denn besonders in ihren Trophobioseassoziationen reagieren Ameisen im allgemeinen sehr aggressiv. Solche Angriffe vermeiden die Miletinenraupen mit einer bei Lycaeniden allgemein verbreiteten Strategie: sie sondern aus kleinen, einzelligen Epidermaldrüsen (den Porenkuppelorganen) Sekrete ab, die die Aggressivität der Ameisen hemmen ("Appeasement-Allomone") (MALICKY 1969, PIERCE 1983). Die Porenkuppelorgane kommen bei den Miletinen in ungewöhnlich hoher Dichte vor (KITCHING 1987 und eigene Beob.), ein Zeichen dafür, daß hier ein besonders effektiver Schutz vor Ameisenangriffen nötig ist. Mit ihrer weitgehenden Anpassung an das Zusammenleben mit Ameisen haben sich manche Miletinae zwei weitere Nahrungsnischen erschlossen: die Raupen einiger Arten lassen sich von Ameisen füttern (COTTRELL 1984), und einige wenige Arten scheinen als Larven sogar als Kleptoparasiten in Ameisennestern zu leben, vergleichbar der paläarktischen Gattung *Maculinea* (MASCHWITZ et al. 1988).

Interessanterweise haben auch die Adulten der Miletinae Anpassungen an das Zusammenleben mit Ameisen entwickelt, und diese gehen weit über das hinaus, was in anderen Unterfamilien der Lycaenidae zu finden ist. Die Imagines ernähren sich nämlich nicht von Blütennektar, sondern vom Honigtau der Homopteren (KERSHAW 1905, HINTON 1951, MASCHWITZ et al. 1985). Im Gegensatz zu einigen paläarktischen Zipfelfaltern, die solchen Honigtau von Blättern absammeln (WEIDEMANN 1988; auch andere Tagfalter sammeln so Kohlehydrate), holen sich die Miletinae den Honigtau direkt "beim Erzeuger" ab: sie "melken" die Blattläuse oder Buckelzikaden, indem sie diese mit ihrem Rüssel

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

zur Zuckerausscheidung stimulieren. Vermutlich kopieren die Falter dabei die Trillersprache der Ameisen, die auf ähnliche Weise die Homopteren zur Kotabgabe veranlassen (vgl. DUMPERT 1978, MASCHWITZ et al. 1985). Es ist schon lange bekannt, daß Miletinen-Imagines bei diesen Besuchen in den Trophobioseassoziationen von den anwesenden Ameisen nicht angegriffen werden. Vielmehr werden die Falter zunächst eingehend betrillert und betastet, und nicht selten krabbeln sogar einige Ameisen an den Beinen und Flügeln der Schmetterlinge hoch, ohne daß es zu irgendwelchen Angriffen kommt. Nach einiger Zeit werden die Falter, die dann ruhig saugend über den Blattläusen stehen, von den Ameisen kaum noch beachtet. MASCHWITZ et al. (1985) vermuteten, daß die Falter – ähnlich wie die Raupen – chemische Substanzen abgeben, die die Aggressivität der Ameisen mindern. Über die Existenz und chemische Natur oder den Produktionsort dieser Substanzen ist aber bislang nichts bekannt. Neue Beobachtungen an einer Miletinenart in Malaysia haben jetzt gezeigt, daß neben den hypothetischen chemischen auf jeden Fall taktile Komponenten an diesem "Appeasement" beteiligt sind.

Untersuchungsgebiet

Die Beobachtungen wurden in West-Malaysia durchgeführt, etwa 20 km nördlich von Kuala Lumpur. Das Gebiet liegt im tropischen Dipterocarpaceen-Regenwald der Flachlandstufe (WHITMORE 1988), ist aber infolge früherer forstlicher Nutzung weitgehend nur noch als Sekundärwald einzustufen. An einem nicht mehr benutzten Holzabfuhrweg befand sich eine Kolonie von *Allotinus unicolor* FELDER & FELDER, 1865, die dort vor allem Blattlauskolonien an Bambus (*Gigantochloa scortechinii*) und Ingwerarten (*Achasma* sp.) besuchte. Der Wegrand war mit typischer Sukzessionsflora bewachsen; neben den Bambussen und Ingwerarten dominierten *Macaranga* und *Mallotus* (Euphorbiaceae), *Smilax* (Liliaceae) und *Melastoma malabaricum* (Melastomataceae). Die Kolonie besiedelte den Wegrand auf einer Länge von ca. 200 m und wurde in der Zeit vom 17. I. bis 8. II. 1988 insgesamt siebenmal besucht. Ich berichte hier nur über einen besonders eigentümlichen Aspekt der Biologie von *A. unicolor*. Ausführlichere Angaben zur Ameisenspezifität, Eiablage und Larvalbiologie sollen in einer gesonderten Publikation erscheinen (FIEDLER & MASCHWITZ, im Druck).

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

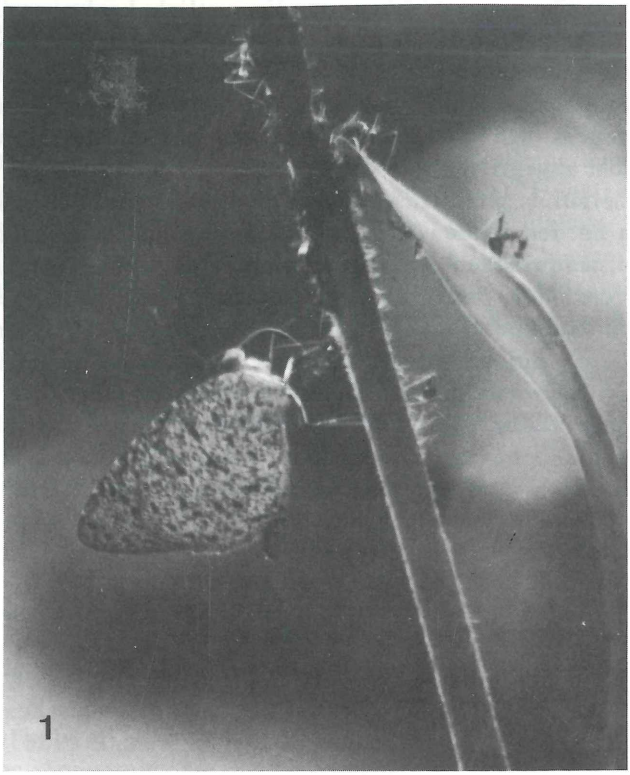

Abb. 1: Ein Männchen von *Allotinus unicolor* hat sich in der Nähe einer von *Anoplolepis longipes* besuchten Blattlauskolonie auf einem Bambuszweig niedergelassen und streicht mit seinem Rüssel gegen die Antennen einer Ameise (Rüsseltrillern). Erst nach dem Ablauf dieser Verhaltenssequenz beginnt der Falter, den Honigtau der Blattläuse zu saugen.

Beobachtungen

Beide Geschlechter von *Allotinus unicolor* suchten regelmäßig Trophobioseassoziationen der Ameise *Anoplolepis longipes* JERDON, 1857 (Formicidae: Formicinae) auf. Assoziationen anderer Ameisenarten (z. B. *Crematogaster*) wurden gemieden. Die Falter flogen die besiedelten Zweige in der Regel von unten an, nachdem sie die Ameisen-Homopteren-Assoziation zuvor fliegend untersucht hatten. Sie ließen sich dann einige Zentimeter neben der Kolonie nieder und liefen langsam auf die Blattläuse zu. Dabei wurden die Falter von den anwesenden Ameisen entdeckt, die daraufhin die Schmetterlinge intensiv betasteten und be-

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

trillerten. Manchmal krabbelten die Ameisen sogar auf die Bläulinge, ohne diese allerdings jemals aggressiv zu behandeln, z. B. zu beißen (vgl. MASCHWITZ et al. 1985).

Die bemerkenswerteste Beobachtung aber war dabei neben der spezifischen Bindung an eine Gastameisenart, daß die Imagines von *A. unicolor* ihrerseits ein eigenartiges Verhalten zeigten. Wenn ein Falter den ersten Ameisen begegnete, rollte er seinen Rüssel aus und strich damit gegen die Antennen der Ameisen. Diese reagierten mit weiterem, ameisentypischen Trillern. Die ganze Verhaltenssequenz der Bläulinge erinnerte stark an ein Trillerverhalten, und ich bezeichne sie daher im folgenden als "Rüsseltrillern" Bei 78 Besuchen von Imagines von *A. unicolor* in Trophobioseassoziationen wurde dieses Rüsseltrillern in mindestens 26 Fällen beobachtet.

Nachdem die Ameisen den Schmetterling ausgiebig untersucht hatten und das Rüsseltrillern beendet war, liefen die Falter jedes Mal in die Blattlauskolonie hinein und saugten dort Honigtau. Dessen Abgabe durch die Läuse stimulierten sie aktiv durch ein ganz ähnliches Trillerverhalten.

Diskussion

Daß Bläulinge im allgemeinen und die Miletinen mit ihrer eigenartigen Lebensweise im besonderen in der Lage sind, eng mit Ameisen zusammenzuleben, ist gut dokumentiert (Zusammenfassungen bei HINTON 1951, MALICKY 1969 und COTTRELL 1984). Bislang gab es allerdings nur Hinweise darauf, daß Lycaeniden chemische Signale produzieren, die das Verhalten der Ameisen beeinflussen. So können die Raupen mittels der Sekrete ihrer myrmekophilen Organe die Aggressivität der Ameisen mildern (MALICKY 1969), sie zur Futterrekrutierung (FIEDLER & MASCHWITZ 1988, MASCHWITZ & FIEDLER 1988) oder Alarmreaktionen veranlassen (HENNING 1983, FIEDLER & MASCHWITZ 1987), und manche Raupen lassen sich sogar von Ameisen in deren Nester tragen (z. B. HENNING 1983, COTTRELL 1984, THOMAS 1984). Anscheinend können manche Lycaenidenraupen, die an spezifische Ameisen gebunden sind, auch Kommunikationssignale ihrer Wirtsameisen (z. B. Spurpheromone) verstehen (HENNING 1983).

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

Alle bisher genannten Ameisen-Bläulings-Interaktionen sind aber auf die Präimaginalstadien beschränkt. Viel weniger ist bis heute bekannt über die Beziehungen der Falter selbst zu Ameisen. Für eine Reihe von Arten ist inzwischen nachgewiesen worden, daß sie zur Eiablage ihre Wirtsameisen aufsuchen (ATSATT 1981, PIERCE & ELGAR 1985). Dabei dienen optische und wahrscheinlich olfaktorische Signale zur Orientierung (HENNING 1983, 1987). Von wenigen Arten ist darüber hinaus bekannt, daß sie in Ameisenassoziationen schlafen oder sogar kopulieren (PIERCE & ELGAR 1985, ELGAR & PIERCE 1988, MASCHWITZ et al. 1988). Die Imagines der Miletinae suchen solche Assoziationen von Ameisen und deren Symbiosepartnern zur Nahrungsaufnahme auf. Und schließlich scheinen die frischgeschlüpften Imagines solcher Arten, die sich in Ameisennestern verpuppen, wenigstens teilweise vor Ameisenangriffen geschützt zu sein (COTTRELL 1984). Die physiologische Ursache dafür, daß die sonst so aggressiven Ameisen die Bläulinge in den genannten Situationen nicht angreifen, ist noch völlig unbekannt.

Im Falle der Miletinen haben MASCHWITZ et al. (1985) daher postuliert, daß hier analog zu den aggressionsmindernden Sekreten der Larven sogenannte "Appeasement-Allomone" (Befriedungssubstanzen) auch von den Faltern abgegeben werden. Wo diese Sekrete produziert werden und welche chemische Zusammensetzung sie haben sollen, ist unklar. Bei einigen der Bläulingsarten, die sich in Ameisennestern verpuppen, haben die Imagines zunächst eine dichte, lockere Beschuppung, die vor eventuellen Bissen der Ameisen schützt (COTTRELL 1984, 1987). Inwieweit auch hier eventuell chemische Signale beteiligt sind, ist unbekannt. Eigene Beobachtungen an frischgeschlüpften *Polyommatus coridon* PODA, 1761, und *Maculinea teleius* BERGSTRÄSSER, 1779, ergaben zumindest, daß die Aggressivität der Ameisen recht gering war, obwohl beide Arten keine ausgeprägte lockere Schutzbeschuppung aufweisen, während beispielsweise *Lycaena tityrus* PODA, 1761, sofort nach dem Schlüpfen aus der Puppe von Ameisen angegriffen wurde (FIEDLER 1988).

Die Beobachtungen an *Allotinus unicolor* zeigen nun erstmalig, daß neben einer möglichen chemischen Kommunikation zwischen Bläulingen und Ameisen und passiven Schutzmechanismen auch taktile Kommunikation vorkommt. Das Rüsseltrillern scheint bei *A. unicolor* ein fester Bestandteil des Befriedungsverhaltens zu sein, das beim Besuch von Trophobioseassoziationen abläuft. Vermutlich ist das Rüsseltrillern

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

eine echte Signalkopie: die Falter imitieren die Fühlersprache der Ameisen (DUMPERT 1978), und zwar sowohl zur Auslösung der Honigtauabgabe bei den Blattläusen als auch zur Kommunikation mit den anwesenden Ameisen.

Offenbar existiert auch bei den Imagines der Lycaeniden ein relativ großes Spektrum von Beziehungen zu Ameisen. Wir wissen heute allerdings noch wenig über solche Beziehungen und fast nichts über deren physiologische Grundlage. Angesichts der Artenfülle der Lycaenidae bleibt hier noch viel zu tun.

Danksagung: Für die Möglichkeit der Benutzung des Ulu Gombak Field Studies Research Centre der Universität von Malaya (Kuala Lumpur) sei an dieser Stelle herzlich gedankt. Der Aufenthalt in Malaysia wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft finanziell unterstützt. Herrn Prof. Dr. U. MASCHWITZ danke ich für seine Anregungen und die Mitteilung einiger Beobachtungen. Die vorliegende Arbeit ist Teil einer umfassenderen Arbeit, die von der Studienstiftung des deutschen Volkes unterstützt wird.

Literatur

ATSATT, P. R. (1981): Ant-dependent food plant selection by the mistletoe butterfly *Ogyris amaryllis* (Lycaenidae). – Oecologia (Berlin) **48**: 60–63.

COTTRELL, C. B. (1984): Aphytophagy in butterflies: its relationship to myrmecophily. – Zool. J. Linnean Soc. **79**: 1–57.

—— (1987): The extraordinary *Liphyra* butterfly. – Transvaal Mus. Bull. **22**: 5–12.

DUMPERT, K. (1978): Das Sozialleben der Ameisen. – Pareys Studientexte **18**, 253 S., Berlin, Hamburg (Parey).

ELGAR, M. A., & PIERCE, N. E. (1988): Mating success and fecundity in an ant-tended lycaenid butterfly. In: CLUTTON-BROOK, T. H. (Hrsg.): Reproductive success: studies of selection and adaptation in contrasting breeding systems. – Univ. of Chicago Press (Chicago).

FIEDLER, K. (1988): Die Beziehungen von Bläulingspuppen (Lepidoptera: Lycaenidae) zu Ameisen (Hymenoptera: Formicidae). – Nachr. entomol. Ver. Apollo, N. F., **9** (1): 33–58.

——, & MASCHWITZ, U. (1987 [1988]): Functional analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). III. New aspects of the function of the retractile tentacular organs of lycaenid larvae. – Zool. Beitr. N. F. **31** (3): 409–416.

——, & —— (1988): Functional analysis II. Lycaenid larvae as trophobiotic partners of ants – a quantitative approach. – Oecologia (Berlin) **75**: 204–206.

——, & —— (im Druck): Adult myrmecophily in butterflies: the role of the ant *Anoplolepis longipes* in the feeding and oviposition behaviour of *Allotinus unicolor* (Lepidoptera: Lycaenidae). – Tyô to Ga.

©Entomologischer Verein Apollo e.V. Frankfurt am Main; download unter www.zobodat.at

HENNING, S. F. (1983): Chemical communication between lycaenid larvae (Lepidoptera: Lycaenidae) and ants (Hymenoptera: Formicidae). – J. entomol. Soc. Sth. Afr. **46** (2): 341–366.

—— (1984): Life history and behaviour of the rare myrmecophilous lycaenid *Erikssonia acraeina* TRIMEN (Lepidoptera: Lycaenidae). – J. entomol. Soc. Sth. Afr. **47** (2): 337–342.

—— (1987): Myrmecophily in lycaenid butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). Entomol. Rec. J. Variation **99**: 215–222, 261–266.

HINTON, H. E. (1951): Myrmecophilous Lycaenidae and other Lepidoptera – a summary. – Proc. Trans. sth. London entomol. nat. Hist. Soc. **1949–50**: 111–175.

KERSHAW, J. C. W. (1905): The life history of *Gerydus chinensis*, FELDER. – Trans. entomol. Soc. London **1905**: 1–4, 1 Tafel.

KITCHING, R. L. (1987): Aspects of the natural history of the lycaenid butterfly *Allotinus major* in Sulawesi. – J. nat. Hist. **21**: 535–544.

MALICKY, H. (1969): Versuch einer Analyse der ökologischen Beziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). – Tijdschr. Entomol. **112** (8): 213–298.

MASCHWITZ, U., DUMPERT, K., & SEBASTIAN, P. (1985): Morphological and behavioural adaptations of homopterophagous blues (Lepidoptera: Lycaenidae). – Entomol. Gener. **11**: 85–90.

——, & FIEDLER, K. (1988): Koexistenz, Symbiose, Parasitismus: Erfolgsstrategien der Bläulinge. – Spektrum Wiss. **1988** (5): 56–66.

——, NÄSSIG, W. A., DUMPERT, K., & FIEDLER, K. (1988): Larval carnivory and myrmecoxeny, and imaginal myrmecophily in Miletine lycaenids (Lepidoptera, Lycaenidae) on the Malay peninsula. – Tyô to Ga **39** (3): 167–181.

PIERCE, N. E. (1983): The ecology and evolution of symbiosis between lycaenid butterflies and ants. – Dissertation, Harvard Univ. (Cambridge, MA).

——, & ELGAR, M. A. (1985): The influence of ants on host plant selection by *Jalmenus evagoras*, a myrmecophilous lycaenid butterfly. – Behav. Ecol. Sociobiol. **16**: 209–222.

THOMAS, J. A. (1984): The behaviour and habitat requirements of *Maculinea nausithous* (the dusky large blue butterfly) and *M. teleius* (the scarce large blue) in France. – Biolog. Conservat. **28**: 325–347.

WEIDEMANN, H.-J. (1988): Tagfalter. Bd. 2: Biologie – Ökologie – Biotopschutz. – Melsungen (Neumann-Neudamm), 372 S..

WHITMORE, T. C. (1988): Forest types and forest zonation. In: CRANBROOK, Gathorne Gathorne-Hardy, Earl of (Hrsg.): Key environments. Malaysia. – Pergamon Press (Oxford), X + 317 S..

WOOD, T. K. (1984): Life history patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae). – Sociobiol. **8**: 299–344.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Konrad FIEDLER, AK Ethoökologie, Zoologisches Institut der J. W. Goethe-Universität, Siesmayerstraße 70,
D-6000 Frankfurt am Main